

Applications : sensibilité à l'orientation des contours visuels, formation de structures corticales et hallucinations visuelles

Grégory Faye¹

¹NeuroMathComp Laboratory, INRIA, Sophia Antipolis, ENS Paris, France

October 20, 2011

Abstract

Dans ce troisième chapitre, nous traiterons trois exemples d'application des notions introduites dans le chapitre théorique sur les bifurcations. Ces exemples illustrent pleinement l'importance des mathématiques dans la communauté des neurosciences. Le premier exemple traité porte sur un modèle décrivant la sensibilité neuronale à l'orientation des contours visuels et consiste en une analyse en bifurcation au voisinage d'une instabilité en présence de symétrie où un stimulus vient briser la symétrie du problème. Le deuxième exemple repose sur un ancien article de Ermentrout et Cowan [7] permettant d'obtenir la formation de structures corticales via un mécanisme de Turing pour les équations de champs neuronaux. Ces structures corticales constituent le premier exemple d'hallucinations géométriques visuelles retrouvées à l'aide des outils mathématiques. Les outils utilisés dans cette partie seront très proches de ceux communément employés pour décrire la formation de structures géométriques dans les équations de réaction-diffusion (voir le livre de Murray [10] et de Hoyle [9] pour de nombreux exemples en biologie et [3] pour le côté neuroscience). Dans la dernière partie on étudiera un modèle qui combine astucieusement les deux exemples déjà traités, modélisant le cortex de manière plus fonctionnelle, et qui a permis aux auteurs [4] de trouver de nouvelles hallucinations géométriques visuelles.

1 Le “ring model” de perception des orientations des contours visuels

1.1 Introduction

Il a été établi que les neurones dans le cortex visuel primaire (V1) sont sensibles à l'orientation des contours du champ visuel. Hubel et Wiesel ont montré l'existence de zones d'iso-orientation pour une orientation préférée donnée à travers le cortex ayant les propriétés suivantes: (i) perpendiculairement à travers le cortex l'orientation préférentielle

reste constante (cette redondance verticale définit les colonnes d'orientation) et (ii) parallèlement à la surface du cortex l'orientation préférée varie de 0 à π . Les zones d'iso-orientation s'organisent parfois autour d'un point en "roues d'orientation" baptisées pin-wheels formant ce que l'on appelle les hypercolonnes d'orientation. La taille moyenne des hypercolonnes est d'environ 1mm^2 et on estime leur nombre à 3600. Le "Ring Model" modélise la dynamique de populations de neurones à l'intérieur d'une hypercolonne. Les solutions stationnaires du modèle s'interprètent comme la réponse de chaque population de neurones, qui code pour une orientation préférée, à un stimulus donné. Les solutions produites par le modèle sont en très bon accord avec les données expérimentales recueillies à l'aide de micro-électrodes au sein d'une hypercolonne. Un contour dans le champ visuel va exciter les cellules du LGN produisant une réponse faiblement réglée sur l'orientation préférée (celle du contour). L'information recueillie constitue le stimulus donné à l'entrée d'une hypercolonne. Les interactions au sein de l'hypercolonne vont agir sur la réponse en la réglant parfaitement sur l'orientation du contour. Ce mécanisme peut être compris à l'aide d'une analyse en bifurcation au voisinage d'une instabilité en présence de symétrie, le stimulus du LGN venant briser la symétrie du problème.

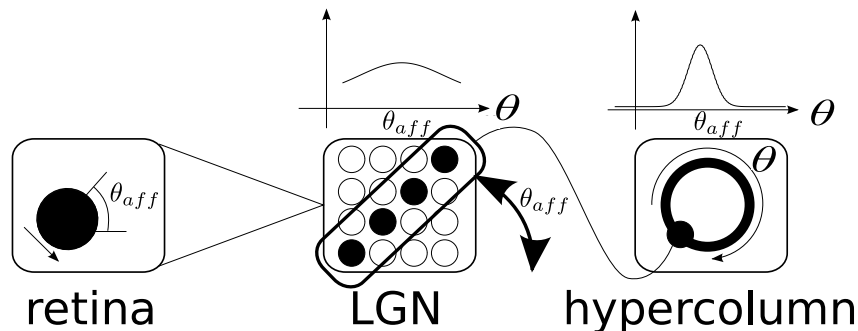


Figure 1: Mécanisme de production des "Tuning Curves" au sein d'une hypercolonne de V1.

1.2 Le modèle

On considère l'équation suivante:

$$\tau \frac{\partial V(\theta, t)}{\partial t} = -V(\theta, t) + \int_{-\pi/2}^{\pi/2} J(\theta - \theta') S(\mu V(\theta')) \frac{d\theta'}{\pi} + \epsilon I(\theta) \quad (1.2.1)$$

où τ est une constante temporelle synaptique que l'on prendra égale à 1ms pour se fixer les idées $J(\theta - \theta')$ est une fonction traduisant les connexions corticales excitatrices et inhibitrices et f est une fonction régulière de type sigmoïdal:

$$S(x) = \frac{1}{1 + \exp(-x + \kappa)},$$

$I(\theta)$ est l'entrée venant du LGN et est donnée par:

$$I(\theta) = 1 - \beta + \beta \cos(2(\theta - \theta_{aff}))$$

Sans perdre de généralité, on choisira $\theta_{aff} = 0$ pour la simplicité des calculs. On choisit la structure la plus simple pour la fonction de connectivité (uniquement ces deux premiers modes de Fourier):

$$J(\theta) = -1 + J_1 \cos(2\theta), \quad J_1 > 0$$

On appelle ‘‘Tuning Curve’’ (TC), toute solution stationnaire ($\frac{\partial V(\theta, t)}{\partial t} = 0$) de l’équation (1.2.1) qui est unimodale. C’est à dire, toute solution qui peut s’écrire sous la forme $V(\theta) = v_0 + \rho \cos(2(\theta - \phi))$. Pour un contraste nul ($\epsilon = 0$), et pour de faible valeur de la pente μ , il est facile de montrer qu’il existe une unique solution stationnaire constante (utiliser un théorème de point de fixe avec borne de contractance). Donc, si l’on veut produire des TC, on doit donc chercher les valeurs de μ , si elles existent, pour lesquelles la solution stationnaire devient unimodale, c’est à dire bifurque. Dues aux symétries de translation du système, on verra qu’étant donnée une TC on obtient en réalité une famille de TCs (obtenues par translation de la première TC). Enfin, lorsque l’on augmente le contraste ($\epsilon > 0$), il va y avoir sélection d’une TC qui sera centrée sur le θ_{aff} donnée par l’entrée thalamique.

1.3 Réduction et symétries

L’équation (1.2.1) peut être réduite en un système de trois équations différentielles ordinaires. On va chercher des solutions sous la forme

$$V(\theta, t) = v_0(t) + \sqrt{J_1} \left[v_1^{(1)}(t) \cos(2\theta) + v_1^{(2)}(t) \cos(2\theta) \right].$$

Si l’on note $z_1(t) = v_1^{(1)}(t) + i v_1^{(2)}(t)$ alors $V(\theta, t)$ satisfait:

$$\begin{cases} \dot{v}_0 + v_0 &= -\int_{-\pi/2}^{\pi/2} S \left[\mu v_0 + \mu \sqrt{J_1} \Re \left(\frac{z_1}{2} e^{-2i\theta'} \right) \right] \frac{d\theta'}{\pi} + \epsilon(1 - \beta) \\ &= -B_0(v_0, z_1) + \epsilon I_0 \\ \dot{v}_1 + v_1 &= \sqrt{J_1} \int_{-\pi/2}^{\pi/2} S \left[\mu v_0 + \mu \sqrt{J_1} \Re \left(\frac{z_1}{2} e^{-2i\theta'} \right) \right] e^{2i\theta'} \frac{d\theta'}{\pi} + \epsilon(1 - \beta) \\ &= \sqrt{J_1} B_1(v_0, z_1) + \epsilon I_1 \end{cases} \quad (1.3.1)$$

si $I(\theta) = I_0 + I_1 \sqrt{J_1} e^{2i\theta}$ avec $I_0 \in \mathbb{R}$ and $I_1 \in \mathbb{C}$.

Les symétries du modèle sont données par les action suivantes:

$$\begin{aligned} T_\gamma \cdot (v_0, z_1) &= (v_0, e^{2i\gamma} z_1) \quad \forall \gamma \in \mathbb{R} \\ R \cdot (v_0, z_1) &= (v_0, \bar{z}_1) \end{aligned}$$

Il est utile d’introduire des coordonnées polaires $z_1 = \rho e^{i2\varphi}$ qui conduisent aux équations:

$$\begin{cases} \dot{v}_0 &= -v_0 - B_0(v_0, \rho) + \epsilon(1 - \beta) \\ \dot{\rho} &= -\rho + \sqrt{J_1} B_1(v_0, \rho) + \frac{\epsilon\beta}{\sqrt{J_1}} \cos(2\varphi) \\ 2\rho\dot{\varphi} &= -\sin(2\varphi) \frac{\epsilon\beta}{\sqrt{J_1}} \end{cases} \quad (1.3.2)$$

les fonctions B_0 et B_1 sont données par:

$$B_0(v_0, \rho) = \int_{-\pi/2}^{\pi/2} S \left[\mu \left(v_0 + \sqrt{J_1} \rho \cos(2\theta) \right) \right] \frac{d\theta}{\pi} \quad (1.3.3)$$

$$B_1(v_0, \rho) = \int_{-\pi/2}^{\pi/2} S \left[\mu \left(v_0 + \sqrt{J_1} \rho \cos(2\theta) \right) \right] \cos(2\theta) \frac{d\theta}{\pi} \quad (1.3.4)$$

1.4 Cas $\epsilon = 0$

On cherche les solutions stationnaires (v_0^s, ρ^s) du système (1.3.2) qui satisfait:

$$\begin{cases} v_0^s &= -B_0(v_0^s, \rho^s) \\ \rho^s &= \sqrt{J_1} B_1(v_0^s, \rho^s) \\ \varphi^s &\in \mathbb{R} \end{cases}$$

Une solution unimodale ($\rho^s \neq 0$) arrive lorsque la matrice jacobienne en $(v_0^s, 0)$ est singulière, cette matrice est donnée par $\text{diag}(-1 - \mu S'(\mu v_0^s), -1 + \mu \frac{J_1}{2} S'(\mu v_0^s))$. Cela donne la condition:

$$-1 + \mu \frac{J_1}{2} S'(\mu v_0^s) = 0.$$

Finalement, les conditions d'existence d'une solutions unimodale stationnaire sont:

$$\begin{cases} v_0^s &= -S(\mu v_0^s) \\ 1 &= \mu \frac{J_1}{2} S'(\mu v_0^s) \end{cases}$$

Lemme 1.1. *Pour chaque paire (J_1, κ) , il existe une unique paire $(\mu_0 > 0, v_0^s)$ solution de:*

$$\begin{cases} v_0^s &= -S(\mu_0 v_0^s) \\ 1 &= \mu_0 \frac{J_1}{2} S'(\mu_0 v_0^s) \end{cases}$$

où μ_0 est le point de bifurcation. La bifurcation est une "pitchfork" avec symétrie $\mathbf{O}(2)$. La forme normale est donnée par:

$$\dot{A} = \left(\frac{\mu - \mu_0}{\mu_0} + \chi_3 |A|^2 \right) A + h.o.t$$

avec χ_3 donnée par la formule:

$$\chi_3 = \mu_0^3 \left(\frac{S^{(3)}(\mu_0 v_0^s)}{2} - \frac{\mu_0 (S^{(2)}(\mu_0 v_0^s))^2}{1 + 2/J_1} \right) \frac{J_1}{2}$$

Proche de la bifurcation ρ^s est donné par:

$$0 = \frac{\mu - \mu_0}{\mu_0} \rho^s + \frac{\chi_3}{4} (\rho^s)^3$$

et les TCs sont données en activité par:

$$TC_\varphi(\theta) = S \left[\mu \left(v_0^s + \sqrt{J_1} \rho^s \cos(2(\theta - \varphi)) \right) \right]$$

Proof. 1. La première partie du lemme est laissée en exercice et se démontre en utilisant les propriétés de la fonction S .

2. Par symétrie, la bifurcation est de type "pitchfork" et la partie centrale est donnée par $\mathcal{X}_0 = \text{Vect}(\cos(2\cdot), \sin(2\cdot)) = \ker \mathbf{L}_{\mu_0}$ où $\mathbf{L}_\mu = -Id + \mu S'(\mu v_0^s(\mu))J$. On utilise des coordonnées complexes $\mathbf{U}_0 = A\zeta + c.c$ avec $\zeta = e^{i2\theta}$ et $A \in \mathbb{C}$, la forme normale étant donnée par:

$$\dot{A} = \left(\frac{\mu - \mu_0}{\mu_0} + \chi_3 |A|^2 \right) A + h.o.t$$

On écrit $V(\theta, t) = v_0^s + \mathbf{U}_0 + \Psi(\mathbf{U}_0, \mu)$. Le développement de Taylor de $\Psi(\mathbf{U}_0, \mu_0)$ est donné par:

$$\Psi(\mathbf{U}_0, \mu_0) = \Psi_{20}A^2 + \bar{\Psi}_{20}\bar{A}^2 + \Psi_{11}A\bar{A} + \Psi_{30}A^3 + \bar{\Psi}_{30}\bar{A}^3 + \Psi_{21}A^2\bar{A} + \bar{\Psi}_{21}\bar{A}^2A$$

On écrit $\mathbf{R}(\mathbf{U}, \mu) = -v_0^s - \mathbf{U} + J \star S(\mu\mathbf{U} + \mu v_0^s) - \mathbf{L}_{\mu_0}$. En appliquant la technique vue dans la partie théorique on obtient:

$$\begin{cases} 0 &= \mathbf{L}_{\mu_0}\Psi_{20} + \mathbf{R}_2(\zeta, \zeta) \\ 0 &= \mathbf{L}_{\mu_0}\Psi_{11} + \mathbf{R}_2(\zeta, \bar{\zeta}) \\ 0 &= \mathbf{L}_{\mu_0}\Psi_{30} + \mathbf{R}_2(\zeta, \Psi_{20}) + \mathbf{R}_3(\zeta, \zeta, \zeta) \\ \chi_3\zeta &= \mathbf{L}_{\mu_0}\Psi_{21} + 2\mathbf{R}_2(\zeta, \Psi_{11}) + 2\mathbf{R}_2(\bar{\zeta}, \Psi_{20}) + 3\mathbf{R}_3(\bar{\zeta}, \zeta, \zeta) \end{cases}$$

On a que $\mathbf{R}_2(\zeta, \zeta) = \frac{\mu_0^2 S^{(2)}(\mu_0 v_0^s)}{2} J \star \zeta^2 = 0$, donc $\Psi_{20} = \alpha_{20}\zeta$. Il s'en suit que:

$$\langle \bar{\zeta}, \mathbf{R}_2(\bar{\zeta}, \Psi_{20}) \rangle = 0$$

On a également que $\mathbf{R}_2(\zeta, \bar{\zeta}) = -\frac{\mu_0^2 S^{(2)}(\mu_0 v_0^s)}{2}$ et donc:

$$\Psi_{11} = -\frac{\mu_0^2 S^{(2)}(\mu_0 v_0^s)}{1 + 2/J_1} + \alpha_{11}\zeta, \quad \alpha_{11} \in \mathbb{C}$$

ce qui donne:

$$\langle \bar{\zeta}, \mathbf{R}_2(\zeta, \Psi_{11}) \rangle = -\frac{(\mu_0^2 S^{(2)}(\mu_0 v_0^s))^2 J_1}{4(1 + 2/J_1)}$$

A partir de $\mathbf{R}_3(\bar{\zeta}, \zeta, \zeta) = \frac{\mu_0^3 S^{(3)}(\mu_0 v_0^s)}{6} \frac{J_1}{2} \zeta$, on en déduit le résultat sur χ_3 .

3. L'équation vérifiée par ρ^s est immédiate.
4. Pour $\chi_3 < 0$, il existe un cercle de solutions données par $|z|^2 = \frac{\mu - \mu_0}{-\mu_0 \chi_3}$ en plus de la solution $z = 0$. De par la forme de la bifurcation ("pitchfork"), on sait que ce cercle de solution est stable pour $\mu > \mu_0$. □

1.5 Cas $\epsilon > 0$

Lorsque l'on augmente le contraste, $\epsilon > 0$, l'équation sur la variété centrale est transformée en:

$$\dot{A} = A \left(\frac{\mu - \mu_0}{\mu_0} + \chi_3 |A|^2 \right) + \epsilon \frac{\beta}{\sqrt{J_1}} \quad (1.5.1)$$

L'ajout de de l'entrée extérieure a donc pour effet de brisée la symétrie $\mathbf{O}(2)$ du système initial, ce qui se traduit directement sur l'équation donnée sur la variété centrale (1.5.1). Si ϵ est petit, on peut montrer qu'il existe maintenant 3 solutions, dont proviennent du cercle trouvé dans le cas $\epsilon = 0$. Ces deux solutions sont données, au premier order en ϵ par:

$$A_{\pm}^s = \pm \sqrt{\frac{\mu - \mu_0}{-\mu_0 \chi_3}} + \frac{\epsilon \mu_0}{2(\mu - \mu_0)} \frac{\beta}{\sqrt{J_1}} \frac{\pi}{2} \in \mathbb{R}$$

On peut montrer que A_+^s (la TC correspondante est notée TC_0) est stable tandis que A_-^s (la TC correspondante est notée $TC_{\pi/2}$) est instable. On a récapitulé dans la figure 2, les différents portraits de phase pour $\epsilon = 0$ et $\epsilon > 0$.

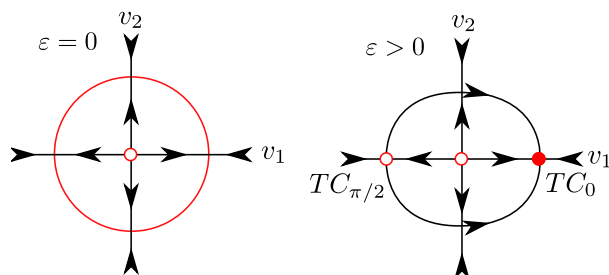


Figure 2: Gauche: diagramme de phase dans le plans $(v_1^{(1)}, v_1^{(2)})$ lorsque $\epsilon = 0$ et à droite lorsque $\epsilon > 0$.

1.6 Discussion

Une telle analyse permet de mieux comprendre le rôle de chaque paramètre introduits dans le système: κ, J_1, μ . Pour produire des TCs, qui sont les réponses que l'on peut enregistrer à l'aide de micro-électrodes, on a vu que l'on doit se placer au voisinage de la première bifurcation: $\mu \approx \mu_0$. De plus, pour avoir un comportement qui rende compte de la biologie, on doit imposer $\chi_3 < 0$ dans l'équation de la variété centrale: cela donne une contrainte supplémentaire que doivent satisfaire les paramètres. On a vu que le système produit deux TCs en présence d'entrée thalamique: TC_0 (stable) et $TC_{\pi/2}$ (instable). L'interprétation de la solution instable $TC_{\pi/2}$ est beaucoup plus délicate. Jusqu'à présent aucune étude biologique n'a montré l'existence de telle réponse (car personne n'a pensé à en chercher une!). L'apparition de cette nouvelle solution est générique du point de vue de la théorie des bifurcations avec symétrie. Il faut donc se demander, si cette solution est uniquement liée au modèle ou bien si elle est intrinsèque biologiquement parlant. Pour plus de détails (du point de vue de la biologie, la modélisation et des mathématiques), il faut aller voir les articles suivants: [12, 1, 8, 11, 2, 13].

2 Mécanisme de Turing pour la formation de structures corticales

2.1 Introduction

Wilson et Cowan [14] ont introduit un modèle décrivant l'activité corticale au sein d'une population de neurones. La spatialisation du modèle a conduit aux équations de champs neuronaux régissant l'activité neuronale $a(\mathbf{r}, t)$ au temps t et à la position \mathbf{r} dans le cortex. En considérant des synapses exponentielles et en travaillant avec un modèle en voltage

on obtient une équation d'évolution de la forme:

$$\tau \frac{\partial}{\partial t} a(\mathbf{r}, t) = -a(\mathbf{r}, t) + \int_{\mathbb{R}^2} w(\mathbf{r}|\mathbf{r}') f(\mu a(\mathbf{r}', t)) d\mathbf{r}' + h(\mathbf{r}, t) \quad (2.1.1)$$

où τ est une constante temporelle synaptique que l'on prendra égale à 1ms pour se fixer les idées, $w(\mathbf{r}|\mathbf{r}') = w(\|\mathbf{r} - \mathbf{r}'\|)$ est une fonction traduisant les connexions corticales excitatrices et inhibitrices et f est une fonction régulière de type sigmoïdal:

$$f(x) = \frac{1}{1 + \exp(-x + \kappa)} - \frac{1}{1 + \exp(\kappa)},$$

$h(\mathbf{r}, t)$ est une entrée extérieure provenant de différentes aires corticales que l'on suppose nulle jusqu'à la fin de cette partie. Pour la fonction de connectivité, on choisit une fonction localement excitatrice et latéralement inhibitrice (voir figure 3(a)) de la forme "chapeau mexicain":

$$w(x) = \frac{A_1}{\sigma_1} e^{-\frac{x^2}{\sigma_1^2}} - \frac{A_2}{\sigma_2} e^{-\frac{x^2}{\sigma_2^2}} \quad (2.1.2)$$

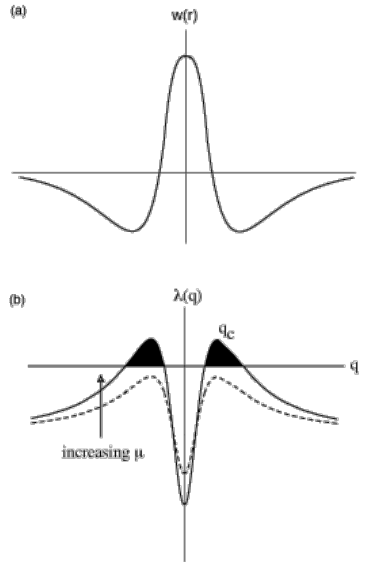


Figure 3: (a) Fonction de type "chapeau mexicain", localement excitatrice et latéralement inhibitrice . (b) Courbe de dispersion pour une fonction de type chapeau mexicain. Augmenter μ entraîne une translation vers le haut de la courbe de dispersion conduisant à des instabilités de Turing au point critique $\mu_c = [f_1 \hat{w}(q_c)]^{-1}$ où $\hat{w}(q_c) = \max_q (\hat{w}(q))$. L'état stationnaire \bar{a} est instable pour $\mu > \mu_c$.

Dans le cas où $h(\mathbf{r}, t) = 0$ est nul, il existe toujours un point stationnaire $a(\mathbf{r}, t) = 0$. L'excitabilité du réseau peut être augmentée en diminuant le seuil κ . Cette action peut être réalisée en injectant des drogues: c'est le mécanisme qui permet de générer des hallucinations visuelles géométriques. Mathématiquement parlant, pour de faible valeur de l'excitabilité du réseau (mesurée par la pente de la sigmoïde évaluée au point stationnaire $\mu f'(0)$) la solution constante homogène est stable et l'augmentation de l'excitabilité va conduire à la déstabilisation de cet état et ainsi créer de nouveaux états vers lesquels

le système va converger. Ces nouveaux états sont créés via un mécanisme bien connu en biologie: mécanisme de Turing. Les nouveaux états obtenus présentent des structures géométriques bien spécifiques et peuvent être classés, leurs interprétations en terme d'images visuelles conduisent aux hallucinations géométriques.

2.2 Analyse en stabilité linéaire

La stabilité locale de la solution stationnaire \bar{a} se trouve en linéarisant l'équation (2.1.1) au voisinage de \bar{a} , on obtient l'équation dite linéarisée suivante:

$$\frac{\partial}{\partial t} b(\mathbf{r}, t) = -b(\mathbf{r}, t) + \mu f_1 \int_{\mathbb{R}^2} w(\|\mathbf{r} - \mathbf{r}'\|) b(\mathbf{r}', t) d\mathbf{r}' = \mathbf{L}_\mu(b(\mathbf{r}, t)) \quad (2.2.1)$$

où $f_1 = f'(0)$. On suppose que l'on cherche des solutions sous la forme $b(\mathbf{r}, t) = b(\mathbf{r})e^{\lambda t}$ on obtient:

$$\lambda b(\mathbf{r}) = -b(\mathbf{r}) + \mu f_1 \int_{\mathbb{R}^2} w(\|\mathbf{r} - \mathbf{r}'\|) b(\mathbf{r}') d\mathbf{r}'$$

puis en prenant la transformée de Fourier sur \mathbb{R}^2 on arrive au problème spectral suivant:

$$\lambda \widehat{b}(\mathbf{k}) = [-1 + \mu f_1 \widehat{w}(\|\mathbf{k}\|)] \widehat{b}(\mathbf{k})$$

où $\widehat{b}(\mathbf{k})$ et $\widehat{w}(\|\mathbf{k}\|)$ sont les transformées de Fourier de $b(\mathbf{r})$ et $w(\|\mathbf{r}\|)$. Cela conduit à une relation de dispersion pour λ comme une fonction de $q = \|\mathbf{k}\|$:

$$\lambda(q) = -1 + \mu f_1 \widehat{w}(q) \quad (2.2.2)$$

A partir de l'équation (2.1.2) on peut calculer facilement $\widehat{w}(q)$:

$$\widehat{w}(q) = \frac{A_1}{2} e^{-\frac{\sigma_1^2 q^2}{4}} - \frac{A_2}{2} e^{-\frac{\sigma_2^2 q^2}{4}}.$$

$\lambda(q)$ s'annule pour une valeur critique $\mu_c = [f_1 \widehat{w}(q_c)]^{-1}$ où $\widehat{w}(q_c) = \max_q (\widehat{w}(q))$ (voir figure 3(b)). Au point de bifurcation, il y a tout un cercle de modes propres qui devient instable: $q_c = \|\mathbf{k}\|$. Ceci implique tout d'abord qu'il n'est pas possible d'appliquer les techniques de la variété centrale pour étudier la bifurcation, car le spêctre est continu.

Conclusion 2.1. *Pour $\mu < \mu_c$, l'analyse en stabilité linéaire assure que la solution \bar{a} est asymptotiquement stable. Cette solution perd sa stabilité dès que $\mu > \mu_c$.*

On réécrit l'équation (2.1.1) sous une forme canonique:

$$\frac{d\mathbf{b}}{dt} = \mathbf{F}(\mathbf{b}, \mu) = \mathbf{L}_{\mu_c}(\mathbf{b}) + \mathcal{R}(\mathbf{b}, \mu) \quad (2.2.3)$$

où $\mathbf{b} : \mathbb{R} \rightarrow \mathcal{X}$.

2.3 Symétrie euclidienne

La continuité du spêctre provient de la présence de symétries dans l'équation de départ. Il se trouve que l'équation (2.1.1) avec une entrée constante \bar{h} est $\mathbf{E}(2)$ -équivariante. Le groupe $\mathbf{E}(2)$ agit sur \mathbb{R}^2 de la façon suivante:

$$\begin{cases} \theta \cdot \mathbf{r} = \mathcal{R}_\theta \mathbf{r} & \text{rotation} \\ \kappa \cdot \mathbf{r} = \kappa \mathbf{r} & \text{réflexion} \\ \ell \cdot \mathbf{r} = \mathbf{r} + \ell & \text{translation.} \end{cases}$$

Pour tout $\gamma \in \mathbf{E}(2)$, l'action sur une fonction $a(\mathbf{r}, t)$ est donnée par:

$$\gamma a(\mathbf{r}, t) = a(\gamma^{-1} \cdot \mathbf{r}, t).$$

A cause de la forme convolutionnelle de l'intégrale, l'équation (2.1.1) est $\mathbf{E}(2)$ -équivariante. La symétrie de rotation implique que l'espace des modes neutralement stables (sur la variété centrale) est de dimension infinie: il y a un cercle $q_c = \|\mathbf{k}\|$ de modes propres. Cependant, la symétrie de translation permet de se restreindre à l'espace des solutions doublement périodiques dans le plan correspondant aux pavages réguliers du plan (carré, rhombique et hexagonal). En se plaçant sur l'espace des solutions doublement périodiques par rapport à un pavage donné, le spêctre de notre problème linéarisé devient discret et donc la variété centrale est de dimension finie. On peut donc appliquer les outils vus dans la partie théorique.

Soit ℓ_1, ℓ_2 deux vecteurs linéairement indépendants de \mathbb{R}^2 . On définit le réseau:

$$\mathcal{L} = \{m_1 \ell_1 + m_2 \ell_2 \mid (m_1, m_2) \in \mathbb{Z}^2\}.$$

On définit également le réseau dual de \mathcal{L} par:

$$\mathcal{L}^* = \{m_1 \mathbf{k}_1 + m_2 \mathbf{k}_2 \mid (m_1, m_2) \in \mathbb{Z}^2\}$$

où $\ell_i \cdot \mathbf{k}_j = \delta_{i,j}$. On rappelle que l'holohédrie d'un réseau est le plus grand sous-groupe de $\mathbf{O}(2)$ qui laisse invariant le réseau. Dans le tableau 1 on rappelle quelques résultats importants.

Nom	Holohédrie	Base de \mathcal{L}	Base de \mathcal{L}^*
Hexagonal	\mathbf{D}_6	$\ell_1 = (\frac{1}{\sqrt{3}}, 1), \ell_2 = (\frac{2}{\sqrt{3}}, 0)$	$\mathbf{k}_1 = (0, 1), \mathbf{k}_2 = (\frac{\sqrt{3}}{2}, -\frac{1}{2})$
Carré	\mathbf{D}_4	$\ell_1 = (1, 0), \ell_2 = (0, 1)$	$\mathbf{k}_1 = (1, 0), \mathbf{k}_2 = (0, 1)$
Rhombique	\mathbf{D}_2	$\ell_1 = (1, -\cot \theta), \ell_2 = (0, \cot \theta)$	$\mathbf{k}_1 = (1, 0), \mathbf{k}_2 = (\cos \theta, \sin \theta)$

Table 1: Réseaux en dimension 2, $0 < \theta < \frac{\pi}{2}$.

Si Ω est le domaine fondamental du réseau (carré, hexagone, losange), on définit l'espace de Banach suivant: $\mathcal{X} = \{f \in L^2(\Omega) \mid f(\mathbf{r} + \ell) = f(\mathbf{r}), \forall \ell \in \mathcal{L}\} \subset L^2(\Omega)$.

2.4 Application au réseau carré

On se place donc dans le case du réseau carré. Le groupe de symétrie agissant sur l'équation (2.1.1) est maintenant $\Gamma = \mathbf{D}_4 \times \mathbf{T}^2$ où $\mathbf{D}_4 = \langle \xi, \kappa \rangle$ avec ξ la rotation centrée en 0 d'angle $\pi/2$ et κ la réflexion d'axe Ox . On suppose que $q_c = 1$ (vecteur d'onde le plus petit possible). La dimension de la variété centrale au point de bifurcation dépend du nombre de points $\mathbf{k} \in \mathcal{L}^*$ qui appartiennent au cercle de rayon 1. Dans le cas du réseau carré, on trouve 4 points d'intersection. Dans la suite, on identifie le noyau de l'opérateur linéaire \mathbf{L}_{μ_c} ,

$$\ker \mathbf{L}_{\mu_c} = \left\{ b = \sum_{j=1}^s z_j e^{2i\pi \mathbf{k}_j \cdot \mathbf{r}} b_j + \text{c.c} \mid z_j \in \mathbb{C}, \|\mathbf{k}_j\| = 1 \right\}$$

avec l'espace vectoriel:

$$V = \left\{ v = \sum_{j=1}^s z_j e^{2i\pi \mathbf{k}_j \cdot \mathbf{r}} + \text{c.c} \mid z_j \in \mathbb{C}, \|\mathbf{k}_j\| = 1 \right\} \cong \mathbb{C}^s$$

L'isomorphisme entre V et \mathbb{C}^s est donné par $v \rightarrow \mathbf{z} = (z_1, z_2)$. Comme espace vectoriel réel, $\dim V = 2s$ ($s = 2$ dans le cas du carré).

2.4.1 Action de groupe

Lemme 2.1. *L'action de $\Gamma = \mathbf{D}_4 \times \mathbf{T}^2$ sur V est donné par:*

$$\begin{cases} \xi(\mathbf{z}) &= (\bar{z}_2, z_1) \\ \kappa(\mathbf{z}) &= (z_1, \bar{z}_2) \\ \Theta(\mathbf{z}) &= (e^{-2i\pi\theta_1} z_1, e^{-2i\pi\theta_2} z_2) \end{cases} \quad (2.4.1)$$

où $\Theta = \theta_1 \ell_1 + \theta_2 \ell_2$ avec $\theta_1, \theta_2 \in [0, 1[$.

Proof. Soient $v \in V$ et $(z_1, z_2) \in \mathbb{C}^2$ tels que:

$$v(\mathbf{r}) = z_1 e^{2i\pi \mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{r}} + z_2 e^{2i\pi \mathbf{k}_2 \cdot \mathbf{r}} + \text{c.c}$$

On a:

$$\begin{aligned} \xi v(\mathbf{r}) &= v(\xi^{-1} \cdot \mathbf{r}) \\ &= z_1 e^{2i\pi \mathbf{k}_1 \cdot \xi^{-1} \mathbf{r}} + z_2 e^{2i\pi \mathbf{k}_2 \cdot \xi^{-1} \mathbf{r}} + \text{c.c} \\ &= z_1 e^{2i\pi \xi \mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{r}} + z_2 e^{2i\pi \xi \mathbf{k}_2 \cdot \mathbf{r}} + \text{c.c} \\ &= z_1 e^{2i\pi \mathbf{k}_2 \cdot \mathbf{r}} + z_2 e^{-2i\pi \mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{r}} + \text{c.c} \\ &= \bar{z}_2 e^{2i\pi \mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{r}} + z_1 e^{2i\pi \mathbf{k}_2 \cdot \mathbf{r}} + \text{c.c} \end{aligned}$$

ce qui implique $\xi(\mathbf{z}) = (\bar{z}_2, z_1)$. On fait la même chose avec κ et Θ . □

2.4.2 Sous-groupes axiaux

Nous allons maintenant appliquer l'Equivariant Branching Lemma vu dans le chapitre théorique. Pour cela, rappelons le cadre d'application de ce théorème. Soit V un espace vectoriel réel de dimension fini (dans notre cas, il s'agit du noyau d'une équation intégrale différentielle en dimension infinie) et Γ un groupe de Lie compact (on admettra dans notre cas que $\Gamma = \mathbf{D}_4 \times \mathbf{T}^2$ est bien un groupe de Lie compact). L'action de Γ sur V est absolument irréductible. L'application $\mathbf{F} : \mathcal{V} \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ est Γ -équivariante. L'absolue irréductibilité implique que:

$$D_x \mathbf{F}(\bar{a}, \mu) = c(\mu) Id$$

On suppose la condition de non dégénérescence: $c(\mu_c) = 0, c'(\mu_c) \neq 0$. Dans notre cas, il est très facile de voir que $c(\mu) = \frac{\mu - \mu_c}{\mu_c}$ et que les deux conditions de dégénérescence sont automatiquement vérifiées. L'Equivariant Branching Lemma assure que pour tout $H \subset \Gamma$, sous-groupe d'isotropie avec $\dim \text{Fix}(H) = 1$ il existe une unique branche de solutions avec symétrie H .

H	Générateurs H	$\text{Fix}(H)$	$\dim \text{Fix}(\Sigma)$	Nom
\mathbf{D}_4	ξ, κ	(1, 1)	1	Carré (Square)
$\mathbf{O}(2) \times \mathbf{Z}_2$	$\xi^2, \kappa, [0, \theta_2]$	(1, 0)	1	Rouleau (Roll)

Table 2: Sous-groupes d'isotropie H (à conjugaison près) avec $\dim \text{Fix}(H) = 1$.

2.4.3 Structures géométriques

On sait maintenant que les sous-groupes H donnés dans le tableau 2 satisfont l'Equivariant Branching Lemma et sont donc des solutions bifurquées de notre problème de départ au point critique $(0, \mu_c)$. La stabilité de ces nouvelles branches de solutions sera discutée dans la partie suivante. Quelles interprétations biologiques peuvent avoir ces nouvelles solutions? Lorsque l'excitabilité du système augmente jusqu'à une valeur critique, le système converge vers de nouveaux états donnés par leur symétrie. On peut noter que la symétrie de ces nouveaux états est plus "petite" (au sens de sous-groupe) que celle du système de départ où la solution homogène 0 avait toute la symétrie du groupe Γ : on appelle cela une brisure de symétrie spontanée. Proche de la bifurcation, la solution bifurquée peut s'approcher par:

$$b(\mathbf{r}) \cong z_1 e^{2i\pi \mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{r}} + z_2 e^{2i\pi \mathbf{k}_2 \cdot \mathbf{r}} + \text{c.c}$$

Dans le cas, où l'on s'intéresse à la branche avec symétrie $H = \mathbf{D}_4$ on a $z_1 = z_2 = z$ et:

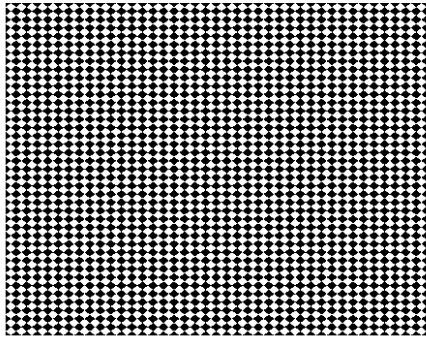
$$b(\mathbf{r}) \cong 2z (\cos(2\pi x) + \cos(2\pi y))$$

pour $H = \mathbf{O}(2) \times \mathbf{Z}_2$ on a:

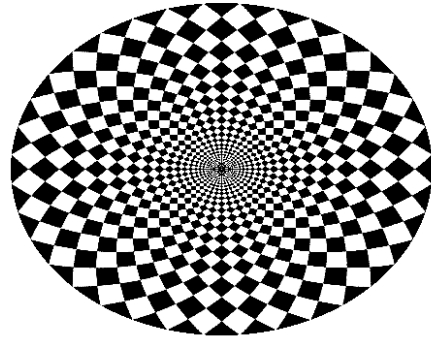
$$b(\mathbf{r}) \cong 2z \cos(2\pi x)$$

où $\mathbf{r} = (x, y) \in \mathbb{R}^2$.

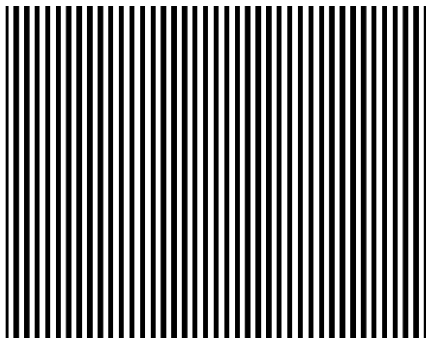
Dans la figure 4, on a représenté à gauche les structures géométriques obtenues pour chaque groupe de symétrie. Lorsque $b(\mathbf{r}) > 0$ on considère que le système est activé



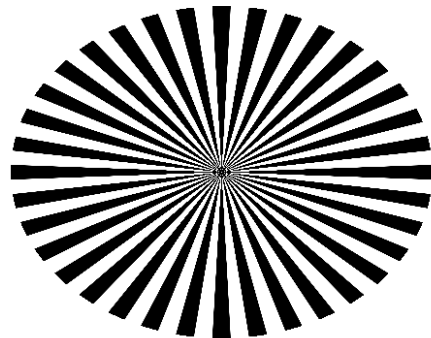
(a) \mathbf{D}_4



(b) \mathbf{D}_4



(c) $\mathbf{O}(2) \oplus \mathbf{Z}_2$



(d) $\mathbf{O}(2) \oplus \mathbf{Z}_2$

Figure 4: Structures géométriques correspondant aux sous-groupes d'isotropie axiaux donnés dans le tableau 2. A gauche, les structures sont représentées directement dans V1, tandis qu'à droit elles sont données dans la rétine et correspondent à des hallucinations potentielles.

(noir) et lorsque $b(\mathbf{r}) < 0$ le système est inactivé (blanc). Dans les figures de droite, on a dessiné les structures qui seraient perçues au niveau de la rétine en faisant agir une carte rétinotopique:

$$\begin{aligned} r &= \omega \exp(\epsilon x) \\ \theta &= \epsilon y \end{aligned}$$

où (r, θ) sont les coordonnées polaires dans la rétine et (x, y) les coordonnées cartésiennes dans V1. ω, ϵ sont des constantes données.

Les figures 4(b) et 4(d) constituent les premières hallucinations visuelles géométriques retrouvées à partir d'une analyse mathématique.

2.4.4 Stabilité

On calcule maintenant la stabilité des solutions. On se souvient que l'on écrit la solution sous la forme:

$$a(\mathbf{r}, t) \cong z_1(t)e^{2i\pi\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{r}} + z_2(t)e^{2i\pi\mathbf{k}_2 \cdot \mathbf{r}} + \text{c.c}$$

et l'on cherche les équations vérifiées par $(z_1(t), z_2(t))$. La forme normale d'équations avec symétrie \mathbf{D}_4 est bien connue et est donnée par:

$$\begin{cases} \dot{z}_1 &= z_1 \left[\frac{\mu - \mu_c}{\mu_c} + \beta |z_1|^2 + \gamma |z_2|^2 \right] + \text{h.o.t} \\ \dot{z}_2 &= z_2 \left[\frac{\mu - \mu_c}{\mu_c} + \beta |z_2|^2 + \gamma |z_1|^2 \right] + \text{h.o.t} \end{cases} \quad (2.4.2)$$

Lemme 2.2. Les coefficients β et γ sont donnés par:

$$\begin{aligned} \beta / \mu_c^3 \widehat{w}_{\mathbf{k}_c} &= \mu_c f_2^2 \left[\frac{\widehat{w}_0}{1 - \widehat{w}_0 / \widehat{w}_{\mathbf{k}_c}} + \frac{\widehat{w}_{2\mathbf{k}_c}}{2(1 - \widehat{w}_{2\mathbf{k}_c} / \widehat{w}_{\mathbf{k}_c})} \right] + \frac{f_3}{2} \\ \gamma / \mu_c^3 \widehat{w}_{\mathbf{k}_c} &= \mu_c f_2^2 \left[\frac{\widehat{w}_0}{1 - \widehat{w}_0 / \widehat{w}_{\mathbf{k}_c}} + 2 \frac{\widehat{w}_{\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2}}{1 - \widehat{w}_{\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2} / \widehat{w}_{\mathbf{k}_c}} \right] + f_3 \end{aligned}$$

Proof. Il faut donc calculer les coefficients β et γ en fonction des autres paramètres de l'équation (2.1.1). Pour cela on écrit que:

$$f(\mu x) = \mu f_1 x + \frac{\mu^2 f_2}{2} x^2 + \frac{\mu^3 f_3}{6} x^3 + \text{h.o.t}$$

$f_2 = f^{(2)}(0), f_3 = f^{(3)}(0)$. On définit aussi un produit scalaire:

$$\langle u, v \rangle = \int_{\Omega} u(\mathbf{r}) \bar{v}(\mathbf{r}) d\mathbf{r}$$

où $\bar{v}(\mathbf{r})$ est le conjugué de $v(\mathbf{r})$ et $\Omega = [0, 1] \times [0, 1]$.

On note:

$$\begin{cases} \zeta_1 &= e^{2i\pi\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{r}} \\ \zeta_1^* &= e^{-2i\pi\mathbf{k}_1 \cdot \mathbf{r}} \\ \zeta_2 &= e^{2i\pi\mathbf{k}_2 \cdot \mathbf{r}} \\ \zeta_2^* &= e^{-2i\pi\mathbf{k}_2 \cdot \mathbf{r}} \end{cases}$$

Remarque 2.1. ζ_1^*, ζ_2^* sont les adjoints de ζ_1, ζ_2 , il se trouve que ce sont aussi les conjugués.

On réécrit:

$$a(\mathbf{r}, t) = z_1(t)\zeta_1 + \overline{z_1(t)\zeta_1} + z_2(t)\zeta_2 + \overline{z_2(t)\zeta_2} + \Psi(z_1, \bar{z}_1, z_2, \bar{z}_2, \mu)$$

avec le développement de Taylor:

$$\Psi(z_1, \bar{z}_1, z_2, \bar{z}_2, \mu) = \sum_{l_1, l_2, p_1, p_2, r > 1} z_1^{l_1} \bar{z}_1^{l_2} z_2^{p_1} \bar{z}_2^{p_2} \mu^r \Psi_{l_1, l_2, p_1, p_2, r}$$

On obtient:

$$\begin{cases} 0 &= -2\mathbf{L}_{\mu_c} \Psi_{2,1,0,0,0} + 2\beta\zeta_1 - 4\mathbf{R}_2(\Psi_{1,1,0,0,0}, \zeta_1) - 4\mathbf{R}_2(\Psi_{2,0,0,0,0}, \bar{\zeta}_1) - 6\mathbf{R}_3(\zeta_1, \zeta_1, \bar{\zeta}_1) \\ 0 &= -\mathbf{L}_{\mu_c} \Psi_{1,1,1,0,0} + \gamma\zeta_2 - 2\mathbf{R}_2(\Psi_{0,1,1,0,0}, \zeta_1) - 2\mathbf{R}_2(\Psi_{1,0,1,0,0}, \bar{\zeta}_1) - 2\mathbf{R}_2(\Psi_{1,1,0,0,0}, \zeta_2) \\ &\quad - 6\mathbf{R}_3(\zeta_2, \zeta_1, \bar{\zeta}_1) \end{cases}$$

On trouve:

$$\begin{cases} \beta &= \langle 2\mathbf{R}_2(\Psi_{1,1,0,0,0}, \zeta_1) + 2\mathbf{R}_2(\Psi_{2,0,0,0,0}, \bar{\zeta}_1) + 3\mathbf{R}_3(\zeta_1, \zeta_1, \bar{\zeta}_1), \zeta_1^* \rangle \\ \gamma &= \langle 2\mathbf{R}_2(\Psi_{0,1,1,0,0}, \zeta_1) + 2\mathbf{R}_2(\Psi_{1,0,1,0,0}, \bar{\zeta}_1) + 2\mathbf{R}_2(\Psi_{1,1,0,0,0}, \zeta_2) \\ &\quad + 6\mathbf{R}_3(\zeta_2, \zeta_1, \bar{\zeta}_1), \zeta_2^* \rangle \end{cases}$$

On doit résoudre les équations suivantes:

$$\begin{cases} 0 &= 2\mathbf{L}_{\mu_c} \Psi_{2,0,0,0,0} + 2\mathbf{R}_2(\zeta_1, \zeta_1) \\ 0 &= \mathbf{L}_{\mu_c} \Psi_{1,1,0,0,0} + 2\mathbf{R}_2(\zeta_1, \bar{\zeta}_1) \\ 0 &= \mathbf{L}_{\mu_c} \Psi_{0,1,1,0,0} + 2\mathbf{R}_2(\zeta_2, \bar{\zeta}_1) \\ 0 &= \mathbf{L}_{\mu_c} \Psi_{1,0,1,0,0} + 2\mathbf{R}_2(\zeta_1, \zeta_2) \end{cases}$$

dont les solutions sont données par:

$$\begin{cases} \Psi_{2,0,0,0,0} &= \text{Vect}(\zeta_1, \bar{\zeta}_1, \zeta_2, \bar{\zeta}_2) + \frac{\mu_c^2 f_2}{2} \frac{\widehat{w}_{2\mathbf{k}_c}}{1 - \mu_c f_1 \widehat{w}_{2\mathbf{k}_c}} \zeta_1^2 \\ \Psi_{1,1,0,0,0} &= \text{Vect}(\zeta_1, \bar{\zeta}_1, \zeta_2, \bar{\zeta}_2) + 2 \frac{\mu_c^2 f_2}{2} \frac{\widehat{w}_0}{1 - \mu_c f_1 \widehat{w}_0} \\ \Psi_{0,1,1,0,0} &= \text{Vect}(\zeta_1, \bar{\zeta}_1, \zeta_2, \bar{\zeta}_2) + 2 \frac{\mu_c^2 f_2}{2} \frac{\widehat{w}_{\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2}}{1 - \mu_c f_1 \widehat{w}_{\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2}} \zeta_2 \bar{\zeta}_1 \\ \Psi_{1,0,1,0,0} &= \text{Vect}(\zeta_1, \bar{\zeta}_1, \zeta_2, \bar{\zeta}_2) + 2 \frac{\mu_c^2 f_2}{2} \frac{\widehat{w}_{\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2}}{1 - \mu_c f_1 \widehat{w}_{\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2}} \zeta_2 \zeta_1 \end{cases}$$

□

Conclusion 2.2. • La solution type carré (1,1) est stable si et seulement si $\beta < -|\gamma| < 0$.

• La solution type rouleau (1,0) est stable si et seulement si $\gamma < \beta < 0$.

Ces deux types de solutions sont mutuellement exclusives pour la stabilité. On ne peut pas avoir en même temps les deux solutions stables.

2.5 Discussion

Dans cette partie, on a vu la notion de mécanisme de Turing pour la formation de structures géométriques. L'analyse en stabilité linéaire nous a permis de voir que le spectre de notre opérateur était continu dû aux symétries euclidiennes du problème. En se limitant à la classe des fonctions doublement périodiques du plan, on a pu se ramener à un problème de bifurcation en dimension finie et ainsi utiliser les théorèmes techniques tels que: Equivariant Branching Lemma et théorème de la forme normale. Dans le cas du réseau carré, on a pu explicitement déterminer les sous-groupes axiaux et ainsi obtenir des structures géométriques formées sur le cortex (et donc sur la rétine, grâce à la carte rétinotopique). L'étude de la forme normale a permis de donner la stabilité des différentes structures obtenues. Pour aller plus loin dans cette étude, il faudrait bien sûr considérer les réseaux rhombique et hexagonal (on trouvera dans [5, 6] plusieurs éléments de réponse sur ce sujet). Un autre axe d'étude est la prise en compte d'entrée extérieure $h(\mathbf{r})$, cela peut conduire à des phénomènes de brisure de symétrie forcée dans le cas où $h(\mathbf{r})$ n'est pas invariant par le groupe $\mathbf{E}(2)$, mais par un sous-groupe. Il faudrait regarder un modèle similaire avec deux populations de neurones: l'une excitatrice, l'autre inhibitrice (quelques références sur ce genre de modèle [7, 3]).

3 Modèle de Bressloff-Cowan-Golubitsky pour les hallucinations visuelles

Ce modèle sera traité entièrement dans le TD4.

References

- [1] R. Ben-Yishai, RL Bar-Or, and H. Sompolinsky. Theory of orientation tuning in visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92(9):3844–3848, 1995.
- [2] P.C. Bressloff, N.W. Bressloff, and J.D. Cowan. Dynamical mechanism for sharp orientation tuning in an integrate-and-fire model of a cortical hypercolumn. *Neural computation*, 12(11):2473–2511, 2000.
- [3] P.C. Bressloff and J.D. Cowan. *Spontaneous pattern formation in primary visual cortex*. Institute of Physics: Bristol, 2002. In: *Nonlinear dynamics: where do we go from here?* Chap 11.
- [4] P.C. Bressloff, J.D. Cowan, M. Golubitsky, P.J. Thomas, and M.C. Wiener. Geometric visual hallucinations, euclidean symmetry and the functional architecture of striate cortex. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 306(1407):299–330, March 2001.
- [5] B. Dionne and M. Golubitsky. Planforms in two and three dimensions. *ZAMP*, 43:36–62, 1992.
- [6] B. Dionne, M. Silber, and A.C. Skeldon. Stability results for steady, spatially periodic planforms. *Nonlinearity*, 10:321, 1997.

- [7] GB Ermentrout and JD Cowan. A mathematical theory of visual hallucination patterns. *Biological Cybernetics*, 34(3):137–150, 1979.
- [8] D. Hansel and H. Sompolinsky. Modeling feature selectivity in local cortical circuits. *Methods of neuronal modeling*, pages 499–567, 1997.
- [9] R.B. Hoyle. *Pattern formation: an introduction to methods*. Cambridge Univ Pr, 2006.
- [10] J.D. Murray. *Mathematical Biology II, Spatial Models and Biomedical Applications*. Springer, 2003.
- [11] O. Shriki, D. Hansel, and H. Sompolinsky. Rate models for conductance-based cortical neuronal networks. *Neural Computation*, 15(8):1809–1841, 2003.
- [12] D.C. Somers, S.B. Nelson, and M. Sur. An emergent model of orientation selectivity in cat visual cortical simple cells. *Journal of Neuroscience*, 15(8):5448, 1995.
- [13] Romain Veltz and Olivier Faugeras. Illusions in the ring model of visual orientation selectivity. Technical report, arXiv, 2010. Submitted to Plos Comp Bio.
- [14] H.R. Wilson and J.D. Cowan. A mathematical theory of the functional dynamics of cortical and thalamic nervous tissue. *Biological Cybernetics*, 13(2):55–80, September 1973.